

PLASTICIDADE FISIOLÓGICA DE FOLHAS DE *Coffea arabica* L. EM RESPOSTA À IRRADIÂNCIA

Fábio Santos Matos¹; Diego Martins Carretero²; Ricardo Wolfgramm³; Fábio V. Gonçalves⁴; Paulo C. Cavatte¹; Fábio M. DaMatta; Luiz Antônio dos Santos Dias⁵

¹ Doutorando-UFV- fabio.agronomia@hotmail.com

² M.Sc-UFV, ³ Mestrando-UFV

⁴ Bolsista de iniciação científica-UFV

⁵ Professor adjunto-UFV

RESUMO: Examinaram-se parâmetros morfológicos, fisiológicos e bioquímicos, em folhas do cafeeiro submetidas a diferentes níveis de irradiância (folhas que interceptaram, em média, ao longo do dia, 30, 75, 300 e 750 μmol fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, correspondendo aos tratamentos T₁, T₂, T₃ e T₄, respectivamente). A taxa de assimilação líquida decresceu com a redução da disponibilidade de luz, de 7,2 para 2,3 μmol (CO₂) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, comparando-se as folhas de T₄ e T₁. A irradiância de compensação foi, em média, 88% maior em T₃ e T₄ quando comparadas com as de T₁ e T₂. A redução da concentração de clorofilas, nas folhas de T₄ em relação às folhas de T₁, deve ter auxiliado na redução da absorvância foliar e, reduzido a quantidade total de energia efetivamente absorvida pelos fotossistemas. As variações na taxa máxima de carboxilação limitada pela rubisco, taxa de carboxilação máxima limitada pelo transporte de elétrons e taxa de assimilação líquida de CO₂ sob alta concentração de CO₂ foram mínimas, ou mesmo inexistentes, entre as folhas dos tratamentos analisados. Os resultados sugerem que o cafeeiro apresenta algumas características fisiológicas com plasticidade fenotípica adequada para lhe permitir ajustar-se à disponibilidade de luz. Todavia, a capacidade de aclimação à irradiância parece ocorrer às expensas de uma alocação ineficiente de recursos, como o nitrogênio.

Palavras-chave: Café, sombra, irradiância

PHYSIOLOGICAL PLASTICITY OF LEAVES OF *Coffea arabica* L. IN RESPONSE TO IRRADIANCE

ABSTRACT: physiological parameters were examined in coffee leaves from different canopy positions. Four classes of leaves were chosen based on the mean diurnal intercepted photosynthetically active radiation. These classes (treatments) comprised leaves intercepting 30, 75, 300, 750 μmol photons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, hereafter referred to T₁, T₂, T₃, and T₄, respectively. The net carbon assimilation rate decreased with decreasing light availability, from 7.2 (T₄) to 2.3 (T₁) μmol (CO₂) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. The compensating irradiance was on average 88% higher in T₃ and T₄ leaves as compared with T₁ and T₂ leaves. The smaller chlorophyll concentration in T₄ leaves relative to T₁ leaves should have led to a lower leaf absorptance and, thus, leading to reduced amount of energy actually absorbed by the photosystems. Changes in maximum rate of carboxylation limited by rubisco, in maximum rate of carboxylation limited by the electron transport and in net assimilation rate of CO₂ under elevated CO₂ were minimal, if any, amongst the leaves examined here. Results suggest that coffee leaves display some morphophysiological traits with adequate phenotypic plasticity allowing the coffee tree to adjust itself to the light availability. However, the capacity of acclimation to irradiance seems to occur at the expense of an inefficient allocation of resources, such as nitrogen.

Key words: Coffee, shade, radiation

INTRODUÇÃO

Modificações nos níveis de luminosidade aos quais uma espécie está aclimatada podem condicionar diferentes respostas fisiológicas em suas características bioquímicas, anatômicas e de crescimento (Atroch et al., 2001). As características morfológicas e fisiológicas foliares variam com a posição na copa, uma vez que diferentes posições estão associadas a ambientes lumínicos distintos (Hollinger, 1989; Ishida et al., 1999). O desempenho fotossintético das plantas deve ser, pois, maximizado, mediante modificações morfológicas e fisiológicas ao ambiente luminoso (Poorter, 2001), desde o nível subcelular até níveis macroscópicos (Balaguer et al., 2001). Limitações difusivas (e.g., estomáticas e mesofílicas), mas não as limitações bioquímicas, estão associadas a decréscimos na concentração interna de CO₂ (C_i), podendo ser superadas mediante a elevação no suprimento externo de CO₂.

O café é originário de florestas tropicais da África, onde é encontrado em estado espontâneo como vegetação de sub-bosque, desenvolvendo-se, portanto, permanentemente sob sombra. A cultura do café expandiu-se e adaptou-se às mais variadas condições ecológicas da faixa tropical e sub-tropical. No Brasil, por exemplo, os cafezais vêm sendo

conduzidos quase exclusivamente a pleno sol, enquanto em muitos países da América Central, por exemplo, a espécie é mais freqüentemente cultivada sob sistemas arborizados.

Em café, as irradiâncias de saturação para folhas de sol e sombra são aproximadamente 600 e 300 μmol de (fótons) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente (Kumar & Tieszen, 1980; Fahl et al., 1994). Irradiâncias superiores àquelas necessárias para saturar a fotossíntese podem causar fotoinibição da fotossíntese. Além disso, freqüentemente, acarretam um decréscimo líquido na taxa de transporte de elétrons através do fotossistema II (FSII), e um forte incremento na taxa de giro de D_1 , o principal polipeptídeo dos centros de reação do FSII (Malkin & Niyogi, 2000).

Na maioria dos trabalhos em que se observa maior taxa de fotossíntese líquida (A) à sombra que a pleno sol, menor condutância estomática (g_s) para folhas expostas parece explicar, pelo menos em parte, essas observações (e.g. Kumar & Tieszen, 1980; Paiva et al., 2001; Freitas et al., 2003). Em todo caso, sob condições não-estressantes, o cafeeiro pode exibir outras características indicativas de aclimação/adaptação a altas irradiâncias. Sob alta disponibilidade lumínica, observa-se, comumente, redução da área foliar específica (AFE), aumento da espessura da cutícula, incrementos na densidade estomática, cloroplastos com menos *grana* e menos tilacóides por *granum* (Fahl et al., 1994), todas características adaptativas à plena irradiância. Por outro lado, em estudos recentes conduzidos em Viçosa, observou-se que, apesar de o cafeeiro ser capaz de alterar a absorção da energia radiante, mediante a alteração do ângulo foliar, outras adaptações comuns a baixas irradiâncias não foram verificadas, demonstrando que a espécie poderia ter baixa capacidade de aclimação a ambientes com reduzida disponibilidade de luz, ainda que tenha evoluído em ambientes sombreados (Dias, 2006; Araújo et al., 2008; Chaves et al., 2008). Todavia, nos estudos desses autores, as folhas “de sombra” interceptaram irradiâncias relativamente elevadas (cerca de 35-50% da fração de luz interceptada pelas folhas “de sol”). Portanto, folhas sob sombra intensa, comum no interior da copa do cafeeiro, não têm sido avaliadas e, desse modo, não se tem um quadro claro sobre a real plasticidade fenotípica do cafeeiro à disponibilidade de luz. Pretendeu-se, portanto, avaliar uma gama de variáveis fisiológicas em folhas que diferem largamente quanto à interceptação total da irradiância, com o intuito de se avaliar a plasticidade foliar do cafeeiro às variações da disponibilidade de luz.

MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido em campo, com plantas de café (*Coffea arabica* L. cv Catuaí Vermelho IAC 44), com aproximadamente 13 anos de idade, em Cachoeirinha, Viçosa (20°45'S, 42°15'W, 650 m de altitude), Minas Gerais. As plantas vêm sendo cultivadas a pleno sol, sob espaçamento de 3,0 x 1,0 m, com uma planta por cova. O cafezal foi renovado, por meio de esqueletamento, em setembro de 2006. Inicialmente, em outubro de 2007, foi feita uma classificação de folhas de 30 plantas, com base na radiação fotossinteticamente ativa (RFA) soma diurna interceptada (média de cinco dias com medidas a cada duas horas aproximadamente, começando às 07:00 h e finalizado por volta das 17:00 h). A RFA foi medida com um fotômetro/radiômetro (Li-185, LI-COR, Lincoln, EUA), no mesmo ângulo de inserção das folhas totalmente expandidas. Foram avaliados quatro tratamentos (distribuídos num delineamento inteiramente casualizado), que corresponderam à RFA média (\pm desvio padrão) interceptada de 30 ± 5 μmol fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 75 ± 11 μmol fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 300 ± 67 μmol fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e 750 ± 179 μmol fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Esses tratamentos serão doravante designados, respectivamente, como T_1 , T_2 , T_3 e T_4 . As variáveis foram submetidas à análise de variância segundo delineamento inteiramente casualizado, com seis repetições por tratamento.

Curvas de resposta da taxa de assimilação líquida de carbono (A) à irradiância (curva A/RFA) foram obtidas em laboratório, em folhas de ramos coletados no início da manhã, utilizando-se de um analisador de gases a infravermelho (LCpro+, Analytical Development Company, Hoddesdon, Reino Unido), variando-se a RFA de 0 a 1400 μmol (fótons) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, a 25°C, e concentração de CO_2 constante de 380 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ (Iio et al., 2005). Antes de se aplicar a RFA às folhas, foi fornecida uma concentração inicial de CO_2 igual a 50 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, por 3 min, para induzir a abertura dos estômatos. O rendimento quântico aparente (Φ_a) foi estimado por meio da regressão linear da porção inicial da curva [$0 \leq RFA \leq 100$ μmol (fótons) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$]. As respostas de A à concentração interna de CO_2 (curva A/C_i) foram determinadas a 25°C, sob 1000 μmol (fótons) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, um valor saturante, mas não fotoinibitório (Araújo et al., 2008), variando-se a concentração de CO_2 ambiente, de 50 a 1600 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ (Habermann et al., 2003; Iio et al., 2005). Técnicas de regressão não-linear, baseadas nas equações de Farquhar et al. (1980), modificadas por Sharkey (1985) e Harley & Sharkey (1991), foram usadas para calcular a taxa máxima de carboxilação limitada pela rubisco (V_{cmax}), taxa de carboxilação máxima limitada pelo transporte de elétrons (J_{max}) para cada curva A/C_i obtida. As estimativas das taxas de assimilação líquida de CO_2 limitada pela rubisco e pelo transporte de elétrons foram obtidas a partir do ajuste das curvas A/C_i , baseando-se nas equações de Long & Bernacchi (2003).

Amostras foliares foram coletadas e determinadas as diferenças de N orgânico e N nítrico, conforme descrito por Cataldo et al (1974, 1975). A soma das duas frações representa o N-total. Clorofilas e carotenóides (Car) totais foram quantificados espectrofotometricamente (Lichthenthaler 1987). Diferenças entre as médias dos tratamentos foram analisadas pelo teste de Newman-Keuls, a 5% de probabilidade.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A irradiância de compensação (I_c) foi, em média, 88% maior em T_3 e T_4 quando comparada com a de T_1 e T_2 ,

variando de 2,7 a 27,5 μmol (fótons) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Tabela 1). No entanto, a irradiância de saturação (I_s) foi semelhante, independentemente dos tratamentos (Tabela 2), ficando em torno de 470 μmol (fótons) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A respiração foi, em média, 32% maior nas folhas de T₃ e T₄ quando comparada com folhas de T₁ e T₂. A taxa de assimilação líquida do carbono saturada pela luz (A_{RFA}) decresceu com a redução da disponibilidade de luz, de 7,2 para 2,3 μmol (CO_2) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, ao compararem-se as folhas de T₄ e T₁, enquanto Φ_a reduziu-se à metade nas folhas de T₄ quando comparadas com as folhas dos outros tratamentos, nas quais Φ_a não variou significativamente. As respostas de A à C_i mostraram que, apesar de V_{cmax} , J_{max} e a razão $J_{\text{max}}/V_{\text{cmax}}$ terem variado entre os tratamentos, a taxa de assimilação líquida de carbono máxima obtida a partir das curvas A/ C_i (A_{CO_2}) não foi significativamente afetada pela disponibilidade lumínica (Figura 1). Verificou-se, ainda, que, mesmo a $C_i \geq 1000 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ($C_a \approx 1600 \mu\text{mol mol}^{-1}$), não houve saturação de A entre as folhas dos tratamentos analisados.

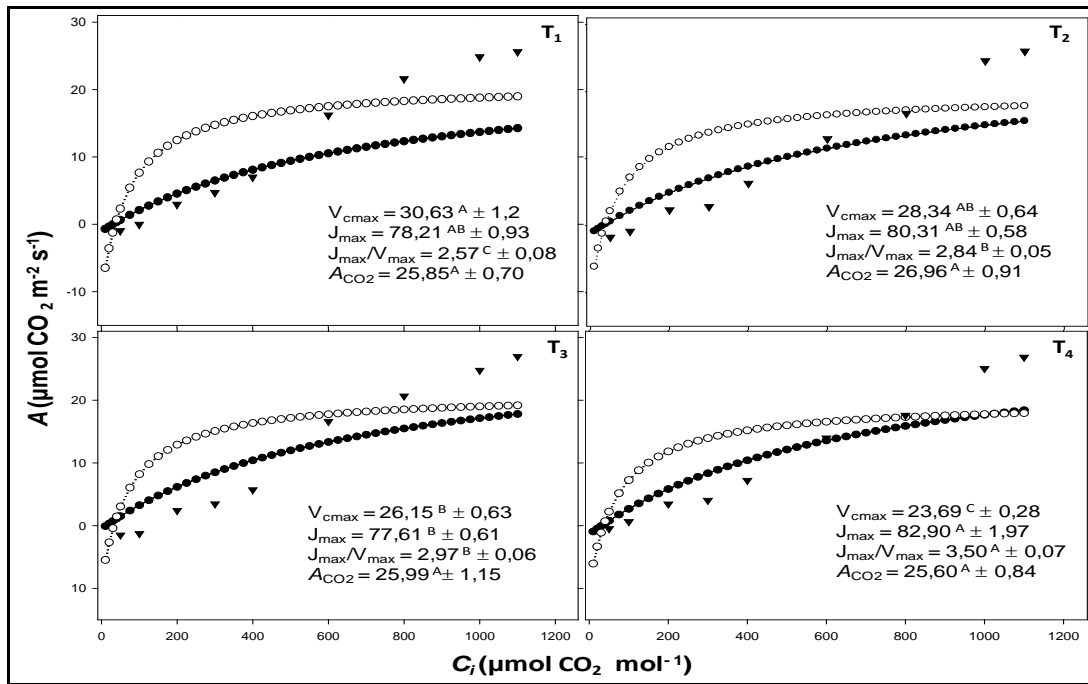


Figura 1. Taxa de assimilação líquida limitada pela rubisco (○-○-○), taxa de assimilação líquida limitada pelo transporte de elétrons (●-●-●) e taxa de assimilação líquida de carbono (▼-▼-▼), obtidas a partir de curvas de resposta da taxa de assimilação líquida da CO_2 [A, μmol (CO_2) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$] à concentração interna de CO_2 [C_i , μmol (CO_2) mol^{-1}] de folhas de *Coffea arabica* L. distribuídas em quatro tratamentos, correspondendo à irradiância média interceptada de 30 μmol fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (T₁), 75 μmol fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (T₂), 300 μmol fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (T₃) e 750 μmol fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (T₄). As médias dos parâmetros (taxa de carboxilação máxima [V_{cmax} , μmol (CO_2) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$], taxa de carboxilação máxima limitada pelo transporte de elétrons [J_{max} , μmol (CO_2) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$], razão $J_{\text{max}}/V_{\text{cmax}}$ e taxa de assimilação líquida de carbono máxima obtida a partir das curvas A/ C_i [A_{CO_2} , μmol (CO_2) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$]) acompanhadas de diferentes letras são estatisticamente diferentes entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste de Newman-Keuls.

Tabela 1. Irradiância de compensação [I_c , μmol (fótons) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$], irradiância de saturação [I_s , μmol (fótons) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$], rendimento quântico aparente [Φ_a , mol (CO_2) mol^{-1} (fótons)], respiração [R_d , μmol $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$] e taxa de assimilação líquida de carbono saturada pela luz [A_{RFA} , μmol (CO_2) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$] obtidas a partir de curvas A/RFA de folhas de *Coffea arabica* L. distribuídas em quatro tratamentos, correspondendo à irradiância média interceptada de 30 μmol fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (T₁), 75 μmol fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (T₂), 300 μmol fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (T₃) e 750 μmol fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (T₄).

Parâmetros	Tratamentos			
	T ₁	T ₂	T ₃	T ₄
I_c	2,65 ± 0,14 ^B	3,35 ± 0,665 ^B	21,71 ± 0,73 ^A	27,46 ± 1,16 ^A
I_s	470,13 ± 6,80 ^A	478,53 ± 5,04 ^A	475,22 ± 1,37 ^A	467,67 ± 2,80 ^A
Φ_a	0,039 ± 0,001 ^A	0,040 ± 0,002 ^A	0,047 ± 0,001 ^A	0,020 ± 0,002 ^B
R_d	0,81 ± 0,020 ^B	0,94 ± 0,031 ^B	1,14 ± 0,023 ^A	1,44 ± 0,041 ^A
A_{RFA}	2,33 ± 0,36 ^C	3,58 ± 0,03 ^B	6,92 ± 0,41 ^A	7,16 ± 0,27 ^A

* Estatística conforme Tab. 1

Nitrogênio total e pigmentos

A concentração foliar de nitrogênio total, em base de massa, foi, em média, 13,5% maior nas folhas de T₁ quando comparada com a das folhas dos demais tratamentos. No entanto, em base de área, observou-se uma resposta inversa, sendo a concentração de N em T₄, em média, 38% maior que em T₁. A concentração de clorofilas totais, em base de massa, foi significativamente maior nas folhas de T₁ em relação à dos demais tratamentos, enquanto em base de área não foram observadas diferenças na concentração de clorofilas. As concentrações de carotenóides totais (em base de massa) foram similares, independentemente da irradiância interceptada, porém maiores (em base de área) nas plantas sob maiores irradiâncias (T₃ e T₄). As razões clorofilas totais/N e clorofilas/Car foram relativamente maiores nas folhas de T₁ em relação às de T₄, mas sem diferir estatisticamente com relação às folhas dos demais tratamentos, fatos explicáveis, principalmente, em função da maior concentração de clorofilas totais em T₁. Em todo o caso, a razão clorofila *a/b* não respondeu aos tratamentos aplicados (Tabela 2).

Tabela 2. Concentrações foliares de N-total, clorofilas (Cl) totais (*a*+ *b*) e carotenóides totais (Car), e razões Cl/N, Cl *a*/ Cl *b* (Cl *a/b*) e Cl/Car de folhas de *Coffea arabica* L. distribuídas em quatro tratamentos, correspondendo à irradiância média interceptada de 30 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (T₁), 75 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (T₂), 300 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (T₃) e 750 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (T₄).

Parâmetros	Tratamentos			
	T ₁	T ₂	T ₃	T ₄
N total, g kg ⁻¹ MS	34,17± 0,41 ^A	28,82 ± 0,38 ^B	30,3 ± 0,24 ^B	29,56 ± 0,47 ^B
N total, g m ²	1,65± 0,053 ^B	1,82 ± 0,10 ^B	2,40 ± 0,15 ^A	2,45 ± 0,10 ^A
Cl (<i>a</i> + <i>b</i>), g kg ⁻¹ MS	6,63± 0,29 ^A	4,55 ± 0,52 ^B	4,73 ± 0,43 ^B	3,84 ± 0,17 ^B
Cl (<i>a</i> + <i>b</i>), mg m ²	318,90± 17,51 ^A	279,00 ± 28,40 ^A	366,66 ± 30,03 ^A	318,00± 16,01 ^A
Car, mg kg ⁻¹ MS	715,78± 26 ^A	643,51 ± 85 ^A	734,59 ± 62 ^A	694,05 ± 66 ^A
Car, mg m ²	34,52± 1,16 ^B	39,67 ± 5,10 ^B	57,52 ± 5,06 ^A	57,56 ± 5,78 ^A
Cl/N, mmol mol ⁻¹	3,18 ± 0,13 ^A	2,55 ± 0,28 ^{AB}	2,56 ± 0,24 ^{AB}	2,12 ± 0,12 ^B
Cl <i>a/b</i>	2,75 ± 0,17 ^A	2,94± 0,40 ^A	2,94 ± 0,27 ^A	2,35 ± 0,26 ^A
Cl/Car	9,33 ± 0,55 ^A	7,10 ± 1,08 ^{AB}	6,40 ± 0,55 ^B	5,56 ± 0,57 ^B

* Estatística conforme Tab. 1

Fisiologicamente, a baixa I_c deve permitir a obtenção de um balanço positivo de carbono sob irradiâncias extremamente baixas. Os valores reduzidos de I_c observados nas folhas mais sombreadas situam-se no limite inferior da faixa de valores de I_c registrados em café (2 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$; Rena et al., 1994). Isso esteve provavelmente associado com uma menor taxa respiratória, maior concentração de clorofilas totais em base de massa e maior razão Cl/N. A maior razão Cl/N naquelas folhas indica maior alocação de N para produção de pigmentos fotossintéticos em detrimento de compostos diretamente envolvidos na fixação do CO₂ (Evans, 1989; Ellsworth & Reich, 1993). Por outro lado, esperar-se ia uma redução na razão Cl *a/b* – uma das principais respostas observadas em plantas (folhas) desenvolvidas à sombra (Walters, 2005). Contudo, a razão Cl *a/b* não foi afetada pelas variações da irradiância. Essa razão é um indicador da proporção de complexos coletores de luz associados ao FSII (CCL-II) em relação a outros complexos contendo clorofilas (Murchie & Horton, 1997). Sugere-se, então, que, independentemente da irradiância interceptada, as folhas não alteraram a proporção relativa de CCL-II. Como consequência, espera-se uma constância da razão FSII/FSI e, portanto, a aclimação à baixa disponibilidade de luz deve ter ocorrido sem uma otimização da alocação de N, especialmente porque um aumento em CCL-II está fortemente associado ao aumento da eficiência fotossintética do uso do N (Walters, 2005). Em todo o caso, a plasticidade da I_c permite, por exemplo, que o café se aclimate a condições luminosas bem distintas (e.g., sob sombreamento comum em sistemas agroflorestais e em plantios adensados, e pleno sol).

Diferentemente do esperado, as variações em J_{max} , V_{cmax} e ACO_2 foram mínimas, ou mesmo inexistentes, entre as folhas dos tratamentos analisados. Em função das diferenças na concentração de N por unidade de área, e também de diferenças de AFE entre as folhas dos tratamentos, a quantidade de maquinaria fotossintética por unidade de área foliar deve também ter variado. Por conseguinte, comparando-se as folhas de T₁ e T₄, os valores de ACO_2 , se expressos em base de massa ou em base de N, seriam 73% e 50%, respectivamente, maiores nas folhas mais sombreadas. Aparentemente, estes resultados são consistentes com um padrão de aclimação da maquinaria bioquímica de plantas de sol, e que esse padrão não se modificaria, mesmo quando uma folha está sob irradiâncias substancialmente inferiores

à sua irradiância de saturação. Com efeito, Araújo et al. (2008) propuseram que variáveis fisiológicas diretamente envolvidas com o ganho de carbono do cafeeiro não se ajustariam à disponibilidade de luz; todavia, aqueles autores não avaliaram folhas tão intensamente sombreadas como as deste estudo. Em todo o caso, a baixa capacidade de o cafeeiro ajustar a sua maquinaria bioquímica da fotossíntese à disponibilidade de luz parece traduzir-se numa estratégia de alocação ineficiente de recursos. Isso representa uma desvantagem do ponto de vista agrônomo, devido principalmente aos elevados custos metabólicos/energéticos para manutenção de uma maquinaria fotossintética robusta em folhas submetidas a baixíssimos níveis de irradiância.

Uma questão intrigante emerge ao se compararem os dados da Tabela 2 e Figuras 2 e 3: por que as folhas mais sombreadas, tendo a mesma capacidade de utilização fotoquímica da irradiância absorvida (evidenciado pelo padrão similar de resposta de qP e Φ_{FSII} à luz) e a mesma capacidade metabólica para utilizar o CO_2 (pelo menos quando em alta concentração), exibiram diferenças tão marcantes em A_{RFA} ? Usualmente, menor A_{RFA} em folhas de sombra tem sido atribuído a um menor investimento dessas folhas em enzimas e outros componentes da maquinaria fotossintética associados à fixação e redução do CO_2 (Walters, 2005; Niinemets, 2007). Essa explicação, pelas razões supramencionadas, não justifica os dados presentes. A única explicação plausível para o fato de as folhas mais sombreadas exibirem menor A_{RFA} sob níveis normais de CO_2 (38 Pa) deve estar associada a uma baixa condutância mesofílica. Apesar de essas folhas serem mais finas e com mais espaços intercelulares, o que favoreceria a difusão gasosa até o cloroplasto (componente físico da condutância mesofílica) (Warren et al., 2003), tem-se relatado, sistematicamente, que o sombreamento leva a uma menor condutância mesofílica associada a componentes metabólicos (e.g., atividade de aquaporinas e da anidrase carbônica) (Flexas et al., 2008). Em todo o caso, independentemente da irradiância, tem-se demonstrado que o cafeeiro exibe baixa condutância mesofílica (Hanba et al., 2003; Araújo et al., 2008), mas uma capacidade fotossintética potencial relativamente elevada (30-40 $\mu mol O_2 m^{-2} s^{-1}$; DaMatta et al., 2007), o que largamente explica as baixas taxas de fotossíntese normalmente encontradas (Silva et al., 2004; Araújo et al., 2008; Chaves et al., 2008; DaMatta et al., 2008) e a baixa eficiência fotossintética do uso do N (Araújo et al., 2008). Os dados ora apresentados parecem suportar a baixa eficiência fotossintética do cafeeiro, em nível de dossel, caracterizada por um investimento desnecessário em formar uma maquinaria bioquímica robusta, porém com baixas taxas de fotossíntese.

CONCLUSÕES

Tomados em conjunto, estes resultados explicam, em boa extensão, o sucesso do cultivo da espécie à sombra ou a pleno sol, ainda que tenha evoluído em ambientes tipicamente de sombra, e explicam, em parte, também, a necessidade de aplicação de altas doses de adubos, particularmente os nitrogenados, para suportar altas produções de frutos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARAÚJO, W. L.; DIAS, P. C.; MORAES, G. A. B. K.; CELIN, E. F.; CUNHA, R. L.; BARROS, R. S.; DAMATTA, F. M. (2008) Limitations to photosynthesis in coffee leaves from different canopy positions. *Plant Physiology and Biochemistry* (doi: 10.1016/j.plaphy.2008.05.005).
- ATROCH, E. M. A. C.; SOARES, A. M.; ALVARENGA, A. A.; CASTRO, E. M. (2001) Crescimento, teor de clorofilas, distribuição de biomassa e características anatômicas de plantas jovens de *Bauhinia forficata* Link submetidas a diferentes condições de sombreamento. *Ciência e Agrotecnologia* **25**: 853-862.
- BALAGUER, L.; MARTÍNEZ-FERRI, E.; VALLADARES, F.; PÉREZ-CORONA, M. E.; BAQUEDANO, F. J.; CASTILLO, F. J.; MANRIQUE, E. (2001) Population divergence in the plasticity of the response of *Quercus coccifera* to the light environment. *Functional Ecology* **15**: 124-135.
- CATALDO, D. A.; SCHRADER, L. E.; YOUNGS, V. L. (1974) Analysis by digestion and colorimetric assay of total nitrogen in plant tissues high in nitrate. *Crop Science* **14**: 854-856.
- CATALDO, D. A.; HAROON, M.; SCHRADER, L. E.; YOUNGS, V. I. (1975) Rapid colorimetric determination of nitrate in plant tissue by nitration of salicylic acid. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* **6**: 71-80.
- CHAVES, A. R. M.; TEN-CATEN, A.; PINHEIRO, H. A.; RIBEIRO, A.; DAMATTA, F. M. (2008) Seasonal changes in leaf photoprotective mechanisms of leaves from shaded and unshaded field-grown coffee (*Coffea arabica* L.) trees. *Trees: Structure and Function* **22**: 351-361.
- DAMATTA, F.M. (2004) Fisiologia do cafeeiro em sistemas arborizados. In Matsumoto, S.N. ed, *Arborização de Cafezais no Brasil*. UESB, Vitória da Conquista, pp. 85-119.
- DAMATTA, F. M.; CUNHA, R. L.; ANTUNES, W. C.; MARTINS, S. C. V.; ARAÚJO, W. L.; FERNIE, A. R.; MORAES, G. A. B. K. (2008) In field-grown coffee trees source-sink manipulation alters photosynthetic rates, independently of carbon metabolism, via alterations in stomatal function. *New Phytologist* **178**: 348-357.
- DIAS, P. C. (2006) Variação espacial da fotossíntese e de mecanismos de fotoproteção no cafeeiro (*Coffea arabica* L.). Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 34p. (Tese MS).
- ELLSWORTH, D. S.; REICH, P. B. (1993) Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia* **96**: 169-178.

- EVANS, J. R. (1989) Photosynthesis and nitrogen relationship in leaves of C₃ plants. *Oecologia* **78**: 9-19.
- FAHL, J. I.; CARELLI, M. L. C.; VEGA, J.; MAGALHÃES, A. C. (1994) Nitrogen and irradiance levels affecting net photosynthesis and growth of young coffee plants (*Coffea arabica* L.). *Journal of Horticultural Science* **69**: 161-169.
- FARQUHAR, G. D.; CAEMMERER, S.; BERRY, J. A. (1980) A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* **149**: 78-90.
- FLEXAS, J.; RIBAS-CARBÓ, M.; DIAZ-ESPEJO, A.; GALMÉS, J.; MEDRANO, H. (2008) Mesophyll conductance to CO₂: current knowledge and future prospects. *Plant, Cell and Environment* **31**: 602-621.
- FREITAS, R. B.; OLIVEIRA, L. E. M.; DELÚ-FILHO, N.; SOARES, A. M. (2003) Influência de diferentes níveis de sombreamento no comportamento fisiológico de cultivares de café (*Coffea arabica* L.). *Ciência e Agrotecnologia* **27**: 804-810.
- HABERMANN, G.; MACHADO, E. C.; RODRIGUES, J. D.; MEDINA, C. L. (2003) CO₂ assimilation, photosynthetic light responses curves and water relations of "Pera" sweet orange plants infected with *Xylella fastidiosa*. *Brazilian Journal of Plant Physiology* **15**: 79-87.
- HANBA, Y.T.; KOGAMI, H.; TERASHIMA, I. (2003) The effect of internal CO₂ conductance on leaf carbon isotope ratio. *Isotopes in Environmental and Health Studies* **39**: 5-13.
- HARLEY, P. C.; SHARKEY, T. D. (1991) An improved model of C₃ photosynthesis at high CO₂: reversed O₂ sensitivity explained by lack of glycerate re-entry into the chloroplast. *Photosynthesis Research* **27**: 169-178.
- HOLLINGER, D. Y. (1989) Canopy organization and foliage photosynthetic capacity in a broadleaved evergreen montane forest. *Functional Ecology* **3**: 52-62.
- IIO, A.; FUKASAWA, H.; NOSE, Y.; KATO, S.; KAKUBARI, Y. (2005) Vertical, horizontal and azimuthal variations in leaf photosynthetic characteristics within a *Fagus crenata* crown in relation to light acclimation. *Tree Physiology* **25**: 533-544.
- ISHIDA, A.; NAKANO, T.; MATSUMOTO, Y.; SAKODA, M.; ANG, L. H. (1999) Diurnal changes in leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in tropical tree species with contrasting light requirements. *Ecological Research* **14**: 77-88.
- KUMAR, D.; TIESZEN, L. L. (1980) Photosynthesis in *Coffea arabica*. L. Effects of light and temperature. *Experimental Agriculture* **16**: 13-19.
- LICHTENTHALER, H.K. (1987) Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods of Enzymology* **148**: 350-382.
- LONG, S. P.; BERNACCHI, C. J. (2003) Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. *Journal of Experimental Botany* **54**: 2393-2401.
- MORAIS, H.; MEDRI, M. E.; MARUR, C. J.; CARAMORI, P. H.; RIBEIRO, A. M. D.; GOMES, J. C. (2004) Modifications on leaf anatomy of *Coffea arabica* caused by shade of pigeonpea (*Cajanus cajan*). *Brazilian Archives of Biology and Technology* **47**: 863-871.
- MURCHIE, E. H.; HORTON, P. (1997) Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: Chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference. *Plant, Cell and Environment* **20**: 438-448.
- NIINEMETS, U. (2007) Photosynthesis and resource distribution through plant canopies. *Plant, Cell and Environment* **30**: 1052-1071.
- POORTER, L. (2001) Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Functional Ecology* **15**: 113-123.
- RENA, A. B.; BARROS, R. S.; MAESTRI, M.; SÖNDAHL, M. R. (1994) Coffee. In Schaffer, B.; Anderson, P.C. eds, *Environmental Physiology of Fruit Crops: vol II. Sub-Tropical and tropical crops*, CRC press, Boca Raton, USA, pp. 101-122.
- SHARKEY, T. D. (1985) Photosynthesis in intact leaves of C₃ plants: physics, physiology and rate limitations. *Botanical Review* **51**: 53-105.
- SILVA, E. A.; DAMATTA, F. M.; DUCATTI, C.; REGAZZI, A. J.; BARROS, R. S. (2004) Seasonal changes in vegetative growth and photosynthesis in Arabica coffee trees. *Field Crops Research* **89**: 349-357.
- WALTERS, R. G. (2005) Towards an understanding of photosynthetic acclimation. *Journal of Experimental Botany* **56**: 435-447.
- WARREN, C. R.; ETHIER, G. J.; LIVINGSTON, N. J.; GRANT, N. J.; TURPIN, D. H.; HARRISON, D. L.; BLACK, T. A. (2003) Transfer conductance in second growth Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) canopies. *Plant, Cell and Environment* **26**: 1215-1227.